



DOI:10.14188/j.ajsh.2022.03.005

水稻籼粳亚种及种间杂交不育基因的分子研究进展

窦杨凡, 耿 涵, 但志武, 黄文超*

(武汉大学 生命科学院杂交水稻国家重点实验室, 湖北 武汉 430072)

摘要: 水稻是世界上最主要的粮食作物之一, 同时也是全球一半以上人口的主食。水稻(亚)种间杂种优势利用对于提高水稻产量具有重要意义, 但水稻(亚)种间杂交不育性是利用杂种优势的一个主要障碍。本文详细论述了目前已经定位及克隆的(亚)种间杂交不育基因, 剖析了调控其杂交育性的两种主要分子遗传机制——重复隐性配子致死模式和单座位孢子体-配子体互作模式, 总结了相关杂种不育基因的分子演化模型, 阐述了利用广亲和品种、粳型亲籼系、基因编辑技术克服水稻(亚)种间杂种不育的三种策略。展望了杂种优势提高水稻产量的发展前景, 以期水稻杂种优势的利用提供参考。

关键词: 水稻; 杂种不育; 雌配子败育; 雄配子败育; 分子遗传机制

中图分类号: Q37

文献标志码: A

文章编号: 2096-3491(2022)03-0267-08

Progress in molecular studies on sterile genes of *indica-japonica* subspecies and interspecific hybridization in rice

DOU Yangfan, GENG Han, DAN Zhiwu, HUANG Wenchao*

(State Key Laboratory of Hybrid Rice, College of Life Sciences, Wuhan University, Wuhan 430072, Hubei, China)

Abstract: Rice is one of the most important food crops in the world, and it is also the staple food for more than half of the world's population. The utilization of heterosis is of great significance to improve rice yield, but the sterility of inter-subspecific and interspecific hybridization is a major obstacle to the utilization of heterosis. In this paper, we review *indica-japonica* subspecific and interspecific hybrid sterility genes that have been located and cloned, analyze two major genetic models of hybrid sterility in rice: duplicate gametophytic lethal model and one-locus sporo-gametophytic interaction model, and summarize the molecular evolution models of related hybrid sterile genes. In addition, three practical strategies to overcome hybrid sterility are discussed, including generating wide-compatibility lines, creating *indica-compatible japonica* lines and CRISPR/Cas-9 based genome editing technology. The prospect of improving rice yield by heterosis is also discussed in order to provide reference for the utilization of rice heterosis.

Key words: rice; hybrid sterility; female sterility; male sterility; molecular genetic mechanism

0 引言

生殖隔离指在自然条件下, 两个不同的物种或者亚种间的个体无法交配或者交配后产生的后代不

能繁殖的生物学现象。按照其发生的不同时期, 生殖隔离可分为合子前生殖隔离和合子后生殖隔离。杂种不育是植物合子后生殖隔离最常见的一种类型, 其主要特征为杂种植株虽然能够正常完成营养

收稿日期: 2022-03-02 修回日期: 2022-04-28 接受日期: 2022-04-27

作者简介: 窦杨凡(1996-), 女, 硕士生, 研究方向为植物发育遗传。E-mail: 2019202040079@whu.edu.cn

* 通讯联系人: 黄文超(1976-), 男, 博士, 副教授, 主要从事红莲型水稻的研究。E-mail: wenchao@whu.edu.cn

基金项目: 国家重点研发计划(2017YFD0100400); 湖北省自然科学基金创新群体(2020CFA009)

引用格式: 窦杨凡, 耿涵, 但志武, 等. 水稻籼粳亚种及种间杂交不育基因的分子研究进展[J]. 生物资源, 2022, 44(3): 267-274.

Dou Y F, Geng H, Dan Z W, et al. Progress in molecular studies on sterile genes of *indica-japonica* subspecies and interspecific hybridization in rice [J]. Biotic Resources, 2022, 44(3): 267-274.

生长,但不能产生可育花粉或胚囊而造成结实率下降^[1]。

栽培稻分为亚洲栽培稻(*Oryza sativa* L.)和非洲栽培稻(*Oryza glaberrima* Steud)两个种;亚洲栽培稻又进一步分化为籼稻(subsp. *indica*)和粳稻(subsp. *japonica*)两个亚种^[2]。杂交水稻的成功培育和应用使水稻产量增幅明显,目前杂交水稻主要运用种内杂交,如籼稻与籼稻杂交,由于亲本的遗传背景比较狭窄,所能利用的杂种优势有限。籼粳亚种以及栽培稻与野生稻杂交具有强大的杂种优势,但因其杂种后代不育极大地限制了杂种优势的利用。随着世界人口的不断增长,对粮食的需求量不断增加,如何提高水稻产量已成为水稻遗传学家和育种家们亟待解决的问题。为此,国内外众多科学家对水稻(亚)种间杂交不育进行了深入的研究。目前已定位了50多个相关不育位点,包含30个主要不育位点及次要位点;其中11个不育基因已经被克隆^[3~5]。定位和克隆水稻(亚)种间杂种不育基因,研究其育性调控的分子机理,对于进一步提升水稻杂种优势水平具有重要的实践意义。

1 水稻(亚)种间杂种不育基因的克隆及功能分析

水稻籼粳亚种及种间杂种不育的分子机制十分复杂,造成(亚)种间杂种不育的原因包括花粉败育、雌配子败育以及雌雄配子体不亲和等。迄今为止,水稻中已有11个调控水稻籼粳亚种及种间杂种不育的基因被克隆(如表1所示),这些杂种不育基因的定位和克隆为打破生殖隔离从而进一步利用杂种优势奠定了良好的基础^[6]。

1.1 水稻(亚)种间杂种雌不育基因的克隆及功能分析

S5基因是调控水稻亚种间杂种胚囊育性的一个主效位点,对克服籼粳亚种F₁不育性具有重要意义。我国研究者成功克隆了S5基因,揭示了调控水稻籼粳亚种间杂种不育的分子机理^[7]。该位点编码天冬氨酸蛋白酶,其在籼稻和粳稻编码区的两个碱基差异是造成杂种F₁不育的主要原因。对其进行深入研究,证明S5位点由ORF3、ORF4、ORF5三个紧密连锁的基因形成的“杀手-保护者”系统共同调控杂种胚囊育性^[8]。籼粳杂交后代F₁中,ORF4+、ORF5+共同作用杀死含有ORF3-的粳型雌配子,而籼型雌配子受到ORF3+保护而免于败育。转录组分析表明,位于细胞间隙的ORF5+会破坏细胞壁的完整性,并将某种信号分子通过位于细胞膜的

ORF4+传导至细胞内,引起内质网压力,而ORF3+编码的产物HSP70能够消除内质网胁迫保护雌配子正常发育,但ORF3-由于功能缺失不能发挥作用从而导致胚囊败育^[9]。广亲和基因S5-n的N端缺失了136 bp,导致其亚细胞定位的改变,从而使广亲和品种与籼稻和粳稻杂交后代均可育。有学者克隆了与S5相互作用的关键基因,这有利于进一步研究S5调控育性的分子机理^[10]。

S7位点调控Aus稻和籼稻或粳稻之间的杂种胚囊育性,而胚囊异常发育直接导致小穗半不育。S7定位于7号染色体着丝粒区的139 kb范围内,该位点候选基因ORF3编码tetratricopeptide repeat (TPR)结构域蛋白。ORF3在成熟雌蕊中的高表达会导致杂合子中携带籼型等位基因(S7⁻)或者粳型等位基因(S7⁺)的雌配子不育,当ORF3表达下调时又能恢复杂合子的胚囊育性^[11]。

ESA1是调控栽培稻和野生稻种间杂种胚囊不育位点,其编码一个含有armadillo重复结构域的核膜定位蛋白。在野生稻中,该基因终止密码子中的一个碱基突变(ESA1^{T1819})导致蛋白质翻译延迟终止,但这种SNP在栽培稻等位基因中是不存在的。转基因实验表明,ESA1蛋白之间的这种结构差异会造成杂种F₁在有丝分裂早期胚囊败育^[12]。

1.2 水稻(亚)种间杂种雄不育基因的克隆及功能分析

Sa的成功克隆对水稻杂交育种具有重要的应用价值。研究者克隆了位于1号染色体的Sa基因座,该位点由SaM和SaF两个紧密连锁基因构成一个复合基因座,其中SaM编码E3泛素连接酶,SaF编码一种F-box蛋白。他由此提出了籼粳杂种雌配子不育的两基因/三元件作用模型:籼稻(SaF⁺/SaM⁺)与粳稻(SaF⁻/SaM⁻)产生的杂种F₁中,等位基因SaF+与SaM-相互作用选择性杀死携带SaM-的雄配子,这一过程还需要与SaM+间接互作,三个元件缺一不可^[13]。

Sc位点会引起籼粳杂种花粉败育,主要原因是基因结构变化和拷贝数差异。粳稻携带的等位基因Sc-j只有一个拷贝数,其编码的DUF1618蛋白是花粉正常发育必需基因,而籼稻携带的等位基因Sc-i存在序列重组和大片段基因变异。籼粳杂种F₁中,Sc-i极大地抑制了Sc-j的表达,造成携带Sc-j的雄配子选择性败育^[14]。

S1基因座位是诱导亚洲栽培稻和非洲栽培稻杂种雌配子和雄配子同时败育的重要位点,其作用机制也构成一个“杀手-保护者”系统。有研究者率

先发现并克隆了非洲栽培稻 *S1* 位点诱导不育的一个关键基因 *OgTPR1* (后续命名为 *S1TPR*) , 该基因编码的蛋白含有一个类胰蛋白酶结构域和一个核糖体生物发生调控域^[15]。亚洲栽培稻在第五个外显子存在一个 C—A 的 SNP, 导致其翻译提前终止只含有一个类胰蛋白酶多肽结构域, 命名为 *OgTP1*。SSP 是 *S1* 位点的另一个重要基因, 当 *S1^{mut}* 等位基发生突变 (SSP 存在 5 bp 缺失) 时, 杂合子 *S1^{mut}/S1^s* 不会出现败育现象, 即完整的 SSP 对于杂种败育至关重要^[16]。非洲栽培稻等位基因 *S1-g* 由三个紧密连锁的基因 *S1A4*、*S1TPR* 和 *S1A6* (SSP) 形成“杀手-保护者”系统, 三个成分共同作用发挥杀手功能, 同时 *S1TPR* 还起到保护非洲稻型 *S1-g* 型配子免于败育的作用, 呈现非对称遗传互作^[17]。

研究者以南方野生稻和亚洲栽培稻 (滇梗优 1 号) 为材料克隆了种间杂种花粉不育基因 *qHMS7* 位点 (即 *S21*) , 并以自私基因模型揭示了水稻杂种不育现象^[18]。该基因座由 *ORF2* 和 *ORF3* 两个紧密连锁的基因构成, 其中 *ORF2* 编码的毒性蛋白对全部花粉都有毒害作用, 而 *ORF3* 编码的解毒蛋白以配子体效应保证花粉正常发育。南方野生稻只携带无毒性的 *ORF2* , 而粳稻既携带有毒性的 *ORF2* 又含

有解毒的 *ORF3* , 二者杂种后代中携带粳稻基因型的雄配子受到解毒蛋白 *ORF3* 的保护而存活。

DPL1/DPL2、*S27/S28* 和 *DGS1/DGS2* 是基因复制产生的染色体间重复片段, 由于功能冗余互相突变而丢失功能。*DPL1* 和 *DPL2* 分别位于 1 号和 6 号染色体上, 这两个基因编码的植物特异小分子蛋白对花粉萌发至关重要。*DPLs* 发生了独立的变异, 其中功能丧失的 *DPL1⁻* 来源于在籼稻, 而功能丧失的 *DPL2⁻* 产生于粳稻^[19,20]。在籼粳杂种 *F₁* 中, 同时携带无功能的 *DPL1⁻* 和 *DPL2⁻* 的花粉萌发异常。*S27* 和 *S28* 均编码线粒体核糖体蛋白 L27 (mtRPL27), 是花粉后期发育必需基因^[21]。*DGS1* 和 *DGS2* 分别位于 4 号和 7 号染色体上, 这两个位点都编码 DNA 依赖的 RNA 聚合酶 III 的 C4 亚基 (RPC4), 参与 5S rRNAs 和 tRNAs 的转录过程^[22]。上述三对基因是配子生长发育必需基因。因此, 遗传分离和重组导致同时携带两个功能丧失等位基因的杂种配子败育。

2 水稻 (亚) 种间杂种不育的遗传模式

根据所克隆的籼粳亚种及种间杂种不育基因的分子机制, 将育性基因的遗传模式分为重复隐性配

表 1 水稻籼粳亚种及种间杂种不育基因的克隆^[4]
Table 1 Cloned genes for hybrid sterility of indica and japonica subspecies and inter-specific crosses in rice^[4]

基因座	不育性	杂交组合	等位基因	编码蛋白	进化模式
S5	雌	籼稻×粳稻	<i>ORF3⁺/ORF3⁻</i>	热休克蛋白 Hsp70;	平行次第演化模式
			<i>ORF4⁺/ORF4⁻</i>	跨膜蛋白;	
			<i>ORF5⁺/ORF5⁻/ORF5ⁿ</i>	天冬氨酸蛋白酶	
S7	雌	Aus 稻×籼稻/粳稻	<i>S7^{ai}/S7ⁱ/S7^p</i>	TPR 结构域	未知
HSA1	雌	籼稻×粳稻	<i>HSA1a-i/HSA1a-j</i> <i>HSA1b-i/HSA1b-j</i>	植物特异 DUF1618 结构域; 类核酸结合蛋白	籼粳稻发生平行突变
ESA1	雌	籼稻×多年生野生稻	<i>ESA1/ESA1^{T1819}</i>	含 ARM 重复结构域的核膜定位蛋白	次第演化模式
S1	雌和雄	亚洲栽培稻×非洲栽培稻	<i>OgTPR1/OsTP1</i>	类胰蛋白酶多肽和 RRS 结构域;	平行-次第演化模式
			<i>OgSSP/none</i>	含肽酶域蛋白;	
			<i>S1A4</i>	未知蛋白	
Sa	雄	籼稻×粳稻	<i>SaM⁺/SaM⁻, SaF⁺/SaF⁻</i>	泛素修饰因子 E3 连接酶 F-box 蛋白	次第演化模式
Sc	雄	籼稻×粳稻	<i>Sc-i/Sc-j</i>	DUF1618 蛋白	未知
<i>qHMS7</i>	雄	南方野生稻×粳稻	<i>ORF2^D/ORF2^M</i>	RIP 结构域蛋	次第演化模式
			<i>ORF3/none</i>	禾本科特异蛋白	
<i>DGS1/DGS2</i>	雄	一年生野生稻×粳稻	<i>DGS1⁺/DGS1⁺, DGS1⁻/DGS2⁻</i>	均编码 RNA 聚合酶 III 的 C4 亚基	平行演化模式
<i>S27/S28</i>	雄	亚洲栽培稻×展颖野生稻	<i>S27-T65⁺/S27-glum^s</i> <i>S28-glum⁺/S28-T65^s</i>	均编码线粒体核糖体蛋白 L27	平行演化模式
<i>DPL1/DPL2</i>	雄	籼稻×粳稻	<i>DPL1-N⁺/DPL1-K⁻</i> <i>DPL2-K⁺/DPL2-N⁻</i>	均编码植物特异的小分子蛋白	平行演化模式

子致死模式、单座位孢子体-配子体互作模式、单位点孢子体不育模式、互补孢子体不育模式四种,而前两种模式是解释(亚)种间杂种不育的主要模式^[23,24]。

2.1 重复隐性配子致死模式

有研究者通过考察三交组合(A/B//C)杂种育性表现,发现籼粳亚种间不育是由配子发育基因控制。由此提出了“重复隐性配子致死模式”,即双基因座模型^[25]。该模型假设亲本育性受两对非等位基因控制,基因型分别为AA bb 和aaBB,杂种F₁的基因型为AaBb,由它产生同时带有两个隐性基因(即ab)的配子发生败育,即F₁的育性为75%(如图1A所示)。当有n组配子致死基因时,其育性期望值为0.75ⁿ。通过近等基因系杂交实验进一步证实了该模型:以台中65为轮回亲本,以五个籼稻品种为供体亲本,培育出45个近等基因系,发现s-a-1、s-c-1、s-d-1、s-e-1、S-A-1及S-B-1符合该模型,进而得出亚种间杂种的不育性可能由多组配子发育基因决定^[23]。目前已经克隆的水稻籼粳亚种及种间杂种不育位点中S27/S28、DPL1/DPL2、DGS1/DGS2符合重复隐性配子致死模式。

2.2 单座位孢子体-配子体互作模式

单座位孢子体-配子体互作模式最早由Kitamura提出,他认为籼粳杂种F₁的不育性是由等位基因互作引起的,也称等位基因互作模式^[26]。该模型假设籼稻和粳稻在同一座位上的基因型分别为FS'FS'和FS'FS',在杂种F₁(即孢子体基因型为FS'FS')产

生的配子中,携带有FS'的配子体败育。Xie等进一步将该模式归纳为:在籼粳亚种或种间中存在两个互不相容等位基因S和S',二者杂交后F₁中携带S'的配子体败育(如图1B所示)^[27]。目前克隆的11个水稻籼粳亚种及种间杂种不育基因中有7个位点S1、S5、S7、Sa、Sc、HSA1、ESA1、qHMS7符合单位点孢子体-配子体互作模式。

3 水稻(亚)种间杂种不育位点的分子演化模型

基于当前的研究成果,(亚)种间杂种不育的分子演化模型可以分为三类,即平行演化模型、次第演化模型和平行-次第演化模型^[28,29]。水稻作为重要的模式植物,其生殖隔离基因的演化机制研究可为分析其他植物生殖隔离提供指导。

3.1 平行演化模式

平行演化模式是指在祖先中的一个具有重要生理功能的基因AA在进化的过程中发生复制,形成染色体间的重复片段AA/AA;这两个重复基因在不同的种群或物种中发生独立演化形成AA/A'A',随后其中一个基因发生功能丧失突变分别产生AA/a'a'和aa/A'A'基因型。由于功能冗余性,其中一个基因突变并不会影响个体的正常发育,但当两个功能丧失的a和a'基因同时存在于杂种产生的某个配子中时,会导致该配子败育。该模型与Oka提出的“重复隐性配子致死模式”相吻合,水稻籼粳亚种及种间杂种雄性不育位点S27/S28、DPL1/DPL2、DGS1/DGS2的演化符合这种模式。

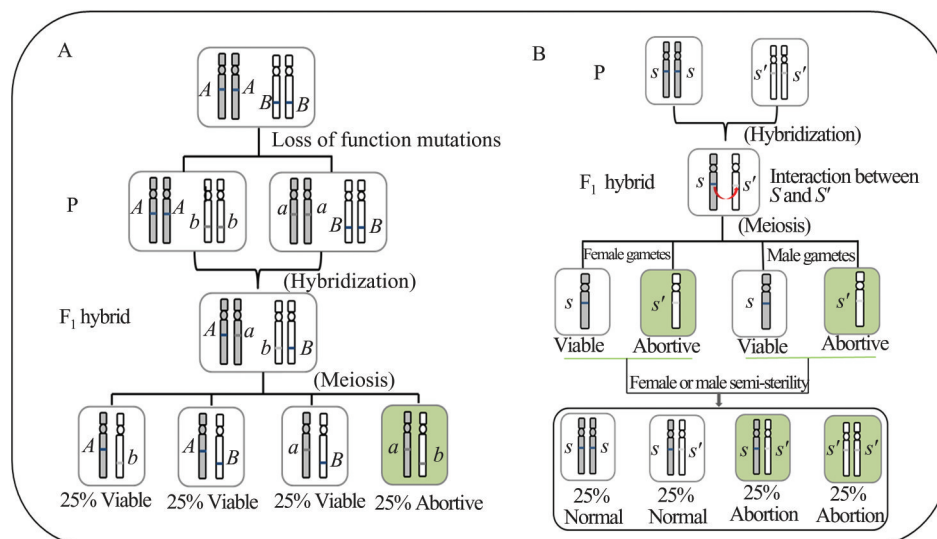


图1 水稻籼粳亚种及种间杂种不育的遗传模式图^[27]

Fig. 1 A genetic model of the hrbrid sterility^[27]

注:A, 重复隐性配子致死模式; B, 单座位孢子体-配子体互作模式

Note: A, duplicate gametophytic lethal model; B, one-locus sporo-gametophytic interaction model

3.2 次第演化模式

不同于平行演化模式,在次第演化模式中,其中一个群体一直保持着祖先中两个紧密连锁的等位基因 *AA* 和 *BB*;而另外一个群体的两个基因先后发生突变,依次产生 *aa* 和 *bb*。杂合子中, *A* 与 *b* 之间有害相互作用造成配子败育。该模式能够解释水稻粳粳杂交后 *SaM*⁺ 和 *SaF*⁺ 选择性杀死携带 *SaM*⁻ 的雄配子的原因,与“单位点配子体孢子体互作”相一致。

3.3 平行-次第演化模式

当(亚)种间杂种不育涉及三个紧密连锁基因时,会变得更加复杂,这种进化模式的基因会同时经历平行演化和次第演化。基因 *AA* 和 *BB* 分别在两个群体中发生突变,含有基因型 *AABBCC* 的祖先物种分别演化为含有 *AAbbCC* 和 *aaBBCC* 两个独立种群,但这两种基因突变不足以诱发杂种不育;若随后基因 *CC* 发生也突变成 *cc*,祖先基因 *A*、*B* 与 *c* 共同作用导致不同群体杂交出现不育现象。*ORF3*+*ORF4*+*ORF5*+ 可以看作祖先基因 *AABBCC*,能够维持杀手-保护者系统的平衡。*ORF4* 或者 *ORF5* 发生突变后形成 *ORF3*+*ORF4*-*ORF5*+ (*AAbbCC*) 或 *ORF3*+*ORF4*+*ORF5*- (*aaBBCC*),就不再具有杀手作用;保护基因 *ORF3* 随之突变丢失功能,因而形成典型的粳稻基因型 *ORF3*+*ORF4*-*ORF5*+ (*AAbbCC*) 和粳稻基因型 *ORF3*-*ORF4*+*ORF5*- (*aaBBcc*)^[5]。粳粳杂交后, *ORF4*+ 和 *ORF5*+ 共同作用杀死含有 *ORF3*- 的雌配子。

4 克服水稻(亚)种间杂种不育提高水稻产量的策略

(亚)种间杂交表现出强大的杂种优势,主要表现在植株高大、根系发达、分蘖旺盛等方面。但是由于生殖隔离的存在,导致粳粳之间以及野生稻与栽培稻之间的杂种 *F*₁ 的小穗育性很低,进而阻碍了对其杂种优势的利用^[30]。因此,众多科学家致力于提出能提高杂种结实率的有效策略,如利用广亲和品种、基因编辑技术、粳粳架桥等^[31]。综合目前的研究进展,我们从基因资源鉴定及基因资源利用着手,绘制了如图2所示的技术路线图。

4.1 培育广亲和品种

含有广亲和基因型的种质有助于打破粳粳亚种间的生殖障碍,从而为利用粳粳亚种间的杂种优势提供可行性策略。育种家们通过传统育种方法,利用自然界中存在的广亲和种质资源,选育出了一系列高产粳粳杂交组合,实现了部分杂种优势的利用^[32]。随着杂种不育机理研究的不断深入,可以根

据已经鉴定的粳粳杂种不育位点,筛选对应位点的广亲和基因,如含有广亲和基因 *S5-n* 的品种与粳稻和粳稻杂交都表现出亲和作用。因此,将不同的广亲和基因聚合到同一亲本中,使得这些亲本与不同遗传背景的粳稻和粳稻杂交均可育。其中,将 *S5-n* 和 *f5-n* 两个广亲和等位基因渗入优质粳稻 9311 中,其与粳稻杂交的育性提升了 33.6%~46.7%^[33]。

4.2 通过回交的方法培育粳型亲粳系

分子标记辅助选择技术不仅促进了携带抗性基因水稻品系的快速育种,也是实现“粳粳架桥”的有效手段^[34]。*S5*、*Sa* 和 *Sc* 三个基因是粳粳杂种不育的主效位点,通过不断回交方式将不育位点的粳型等位基因 *S-i* 导入粳稻品种中,这种携带粳粳等位基因 *S-i*/*S-i* 的粳稻品种称为粳型亲粳系^[35~37];它们与具有优良品种的粳稻杂交,能克服粳粳杂交后代的不育。利用分子标记辅助选择技术选育出的粳稻光温敏不育系 509S,在 *S5*、*S7*、*S8* 和 *S9* 四个育性位点上都置换为粳稻片段,因而其与粳稻杂交可育,而与粳稻杂交育性低^[38]。选育的五份粳型亲粳种质有良好的亲粳性且恢复谱广,具有良好的应用前景^[39]。

4.3 利用 CRIPER-CAS9 基因编辑技术创制亲和等位基因

CRISPR-Cas9 基因编辑技术能直接对目标性状的基因进行修饰,操作简单、敲除效率高、育种周期短,能大幅度提高目标性状聚合的精准度以及加快育种进程^[40,41]。*Sc* 位点引起的杂种败育是由等位基因剂量效应驱动的选择性基因沉默,而人为敲除其中的 1 个或 2 个基因拷贝,可以恢复花粉育性打破杂种不亲和障碍^[14]。*SaF* 和 *SaM* 等位基因敲除后,能恢复 *F*₁ 的花粉育性而不会影响花粉的活力以及其他农艺性状^[42]。敲除 *S1-g* (*S1A4-S1TPR-S1A6*) 中任意一个基因,人工创造出的 *S1-n* 等位基因,恢复了杂交后代育性^[15,16]。

(亚)种间杂种不育往往由多个不育位点共同调控。因此,通过基因编辑技术人为创造多个中性等位基因以实现不同位点效应的累加,如将(亚)种间杂种杂种不育位点的 *Sa-i* 和 *Sc-i*、*S1-g* 等同时编辑为对应的广亲和等位基因从而有效提高杂种结实率。

5 展 望

我国杂交水稻的研究历史悠久,迄今已经有 50 多年的发展。三系和两系杂交水稻的成功培育及大面积推广种植,使得我国水稻的产量得到了大幅提高,为解决我国粮食安全问题做出了巨大贡献^[43,44]。

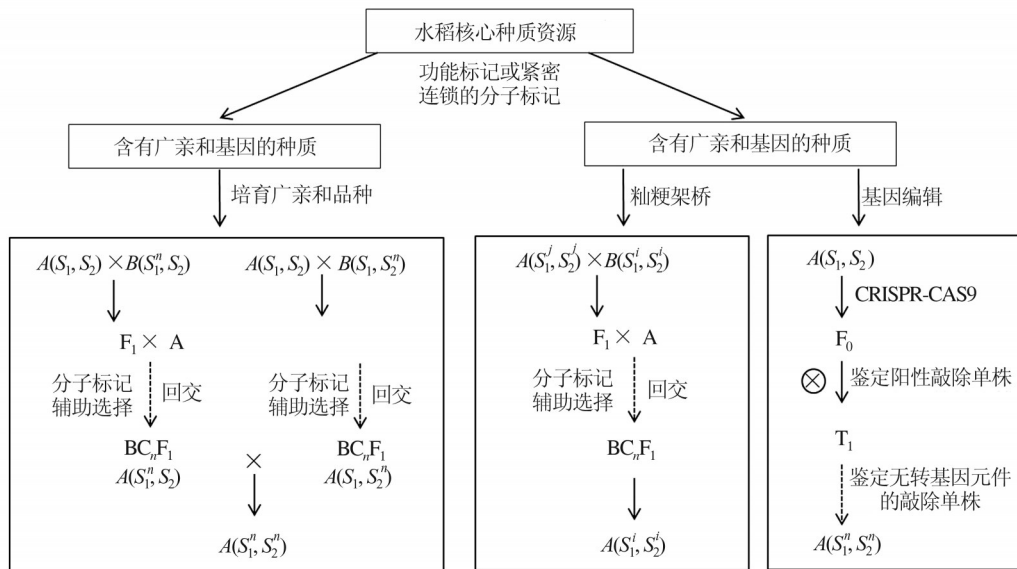


图2 3种提高(亚)种间结实率的育种方法流程(以聚合2个基因为例)

Fig. 2 The flowchart of three types of rice breeding methods (taking pyramiding two genes as an example)

注: A为具有优良性状的品种,携带 S_1 和 S_2 两个不育位点,作为受体亲本;B、C为供体亲本,携带广亲和基因或者籼型等位基因; S_1, S_2 为不育位点,其中 S_1^i, S_2^i 为籼型等位基因, S_1^j, S_2^j 为粳型等位基因, S_1^n, S_2^n 为广亲和等位基因

Note: A is a cultivar with superior characters, carrying S_1 and S_2 two sterile sites, and served as the recipient parent; B and C are donor parents, carrying wide compatibility genes or *indica* alleles; S_1 and S_2 are sterile locus, S_1^i, S_2^i are *indica* alleles, S_1^j, S_2^j are *japonica* alleles, S_1^n, S_2^n are wide compatibility genes

目前,我国杂交水稻的配制主要以种内杂交为主,如籼-籼和粳-粳杂交,由于亲本遗传背景较为狭窄,亚种内杂种优势只能有限地提高水稻产量。近年来,杂种优势的利用正在从亚种内逐步迈向亚种间,亚种间遗传多样性将促进水稻产量进一步提升;此外,亚洲栽培稻与非洲栽培稻及野生稻之间存在的遗传差异更大,这意味着有更大的产量潜力可以挖掘,但同时也存在更为严重的杂种后代不育,且种间杂种不育的分子机理的研究相对滞后^[45]。

籼粳亚种和种间杂交由于生殖隔离的存在导致杂种不育是利用杂种优势的主要障碍。水稻(亚)种间杂种不育是受多个基因控制,仅仅依靠某一种或几种不育基因座的等位基因的相互作用很难解释清楚^[46]。今后,随着更多籼粳亚种以及种间杂种不育位点的定位及克隆,其育性调控的分子遗传机理研究会不断深入。通过常规育种与现代分子生物学技术相结合的方法,籼粳杂交育种以及种间杂种优势利用上将取得新的突破。

参考文献

[1] Kubo T. Genetic mechanisms of postzygotic reproductive isolation: an epistatic network in rice [J]. *Breed Sci*, 2013, 63(4): 359-366.
[2] 杨守仁,沈锡英,顾慰莲,等. 籼粳杂交育种[J]. *作物学*

报, 1962, 2: 97-102.

Yang S R, Shen X Y, Gu W L, *et al.* Hybrid breeding of *indica* and *japonica* [J]. *Acta Agronomica Sinica*, 1962, 2: 97-102.

[3] Chen R Z, Deng Y W, Ding Y L, *et al.* Rice functional genomics: decades' efforts and roads ahead [J]. *Sci China Life Sci*, 2022, 65(1): 33-92.
[4] Ouyang Y D, Zhang Q F. The molecular and evolutionary basis of reproductive isolation in plants [J]. *J Genet Genom*, 2018, 45(11): 613-620.
[5] Ouyang Y D, Zhang Q F. Understanding reproductive isolation based on the rice model [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 111-135.
[6] Song X, Qiu S Q, Xu C G, *et al.* Genetic dissection of embryo sac fertility, pollen fertility, and their contributions to spikelet fertility of intersubspecific hybrids in rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2005, 110(2): 205-211.
[7] Chen J J, Ding J H, Ouyang Y D, *et al.* A triallelic system of S_5 is a major regulator of the reproductive barrier and compatibility of *indica-japonica* hybrids in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(32): 11436-11441.
[8] Yang J Y, Zhao X B, Cheng K, *et al.* A killer-protector system regulates both hybrid sterility and segregation distortion in rice [J]. *Science*, 2012, 337(6100): 1336-1340.
[9] Zhu Y F, Yu Y M, Cheng K, *et al.* Processes underlying

- ing a reproductive barrier in *indica-japonica* rice hybrids revealed by transcriptome analysis [J]. *Plant Physiol*, 2017, 174(3): 1683-1696.
- [10] Rao J L, Wang X, Cai Z Q, *et al.* Genetic analysis of S5-interacting genes regulating hybrid sterility in rice [J]. *Rice (N Y)*, 2021, 14(1): 11.
- [11] Yu Y, Zhao Z G, Shi Y R, *et al.* Hybrid sterility in rice (*Oryza sativa* L.) involves the tetratricopeptide repeat domain containing protein [J]. *Genetics*, 2016, 203(3): 1439-1451.
- [12] Hou J J, Cao C H, Ruan Y N, *et al.* ESA1 is involved in embryo sac abortion in interspecific hybrid progeny of rice [J]. *Plant Physiol*, 2019, 180(1): 356-366.
- [13] Long Y M, Zhao L F, Niu B X, *et al.* Hybrid male sterility in rice controlled by interaction between divergent alleles of two adjacent genes [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105(48): 18871-18876.
- [14] Shen R X, Wang L, Liu X P, *et al.* Genomic structural variation - mediated allelic suppression causes hybrid male sterility in rice [J]. *Nat Commun*, 2017, 8(1): 1310.
- [15] Xie Y Y, Xu P, Huang J L, *et al.* Interspecific hybrid sterility in rice is mediated by OgTPR1 at the S1 locus encoding a peptidase-like protein [J]. *Mol Plant*, 2017, 10(8): 1137-1140.
- [16] Koide Y, Ogino A, Yoshikawa T, *et al.* Lineage-specific gene acquisition or loss is involved in interspecific hybrid sterility in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2018, 115(9): E1955-E1962.
- [17] Xie Y Y, Tang J T, Xie X R, *et al.* An asymmetric allelic interaction drives allele transmission bias in interspecific rice hybrids [J]. *Nat Commun*, 2019, 10(1): 2501.
- [18] Yu X W, Zhao Z G, Zheng X M, *et al.* A selfish genetic element confers non-Mendelian inheritance in rice [J]. *Science*, 2018, 360(6393): 1130-1132.
- [19] Mizuta Y, Harushima Y, Kurata N. Rice pollen hybrid incompatibility caused by reciprocal gene loss of duplicated genes [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(47): 20417-20422.
- [20] Xu X, Ge S, Zhang F M. Genetic and geographic patterns of duplicate DPL genes causing genetic incompatibility within rice: implications for multiple domestication events in rice [J]. *Rice Sci*, 2021, 28(1): 58-68.
- [21] Yamagata Y, Yamamoto E, Aya K, *et al.* Mitochondrial gene in the nuclear genome induces reproductive barrier in rice [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2010, 107(4): 1494-1499.
- [22] Nguyen G N, Yamagata Y, Shigematsu Y, *et al.* Duplication and loss of function of genes encoding RNA polymerase III subunit C4 causes hybrid incompatibility in rice [J]. *G3 (Bethesda)*, 2017, 7(8): 2565-2575.
- [23] Oka H. Analysis of genes controlling f(1) sterility in rice by the use of isogenic lines [J]. *Genetics*, 1974, 77(3): 521-534.
- [24] Ikehashi H, Araki H. Genetics of F1 sterility in remote crosses of rice. In: *Rice genetics* [M]. Manila: IRRI, 1986: 119-130.
- [25] Oka H I. Genic analysis for the sterility of hybrids between distantly related varieties of cultivated rice [J]. *J Genet*, 1957, 55(3): 397-409.
- [26] Kitamura E. Studies on cytoplasmic sterility of hybrids in distantly related varieties of rice, *Oryza sativa* L. I. Fertility of the F₁ hybrids between strains derived from certain Philippine x Japanese variety crosses and Japanese varieties [J]. *Japanese Journal of Breeding*, 1962, 12(2): 81-84.
- [27] Xie Y Y, Shen R X, Chen L T, *et al.* Molecular mechanisms of hybrid sterility in rice [J]. *Sci China Life Sci*, 2019, 62(6): 737-743.
- [28] 欧阳亦聃. 水稻粳籼杂种不育与广亲和[J]. *科学通报*, 2016, 61(35): 3833-3841.
- Ouyang Y D. Progress of *indica-japonica* hybrid sterility and wide-compatibility in rice [J]. *Chin Sci Bull*, 2016, 61(35): 3833-3841.
- [29] Ouyang Y D, Zhang Q F. Understanding reproductive isolation based on the rice model [J]. *Annu Rev Plant Biol*, 2013, 64: 111-135.
- [30] Li J, Zhou J W, Zhang Y, *et al.* New insights into the nature of interspecific hybrid sterility in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 555572.
- [31] Tao D Y, McNally K L, Koide Y, *et al.* Editorial: reproductive barriers and gene introgression in rice species [J]. *Front Plant Sci*, 2021, 12: 699761.
- [32] Mi J M, Li G W, Xu C H, *et al.* Artificial selection in domestication and breeding prevents speciation in rice [J]. *Mol Plant*, 2020, 13(4): 650-657.
- [33] Mi J M, Li G W, Huang J Y, *et al.* Stacking S5-n and f5-n to overcome sterility in *indica-japonica* hybrid rice [J]. *Theor Appl Genet*, 2016, 129(3): 563-575.
- [34] Ramalingam J, Raveendra C, Savitha P, *et al.* Gene pyramiding for achieving enhanced resistance to bacterial blight, blast, and sheath blight diseases in rice [J]. *Front Plant Sci*, 2020, 11: 591457.
- [35] 张桂权, 卢永根. 粳型亲籼系的选育及其在杂交水稻超高产育种上的利用[J]. *杂交水稻*, 1999, 14(6): 3-5.
- Zhang G Q, Lu Y G. Breeding of the *indica* compatible *japonica* lines and their use in the breeding of super high

- yield hybrid rice [J]. Hybrid Rice, 1999, 14(6): 3-5.
- [36] Zhang G Q. Prospects of utilization of inter-subspecific heterosis between *indica* and *japonica* rice [J]. J Integr Agric, 2020, 19(1): 1-10.
- [37] 米甲明, 欧阳亦聘. 水稻籼粳亚种间杂种优势利用的理论与实践[J]. 华中农业大学学报, 2022, 41(1): 40-47.
- Mi J M, Ouyang Y D. Theory and practice of utilizing heterosis between *indica-japonica* subspecies in rice [J]. J Huazhong Agric Univ, 2022, 41(1): 40-47.
- [38] 赵志刚, 陈亮明, 江玲, 等. 水稻粳型亲籼光温敏不育系 509S 的选育及其杂种优势[J]. 杂交水稻, 2010, 25(S1): 256-263.
- Zhao Z G, Chen L M, Jiang L, *et al.* Breeding of an *indica*-compatible *japonica* photoperiod-sensitive genic male sterile line in rice and its heterosis [J]. Hybrid Rice, 2010, 25(S1): 256-263.
- [39] 韦新宇, 张受刚, 许旭明, 等. 5 份粳型亲籼种质的生物学特性及育种利用[J]. 植物遗传资源学报, 2022, 23(1): 129-138.
- Wei X Y, Zhang S G, Xu X M, *et al.* Biological characteristics and breeding utilization of five *indica*-compatible *japonica* germplasms [J]. J Plant Genet Resour, 2022, 23(1): 129-138.
- [40] Ma X L, Zhang Q Y, Zhu Q L, *et al.* A robust CRISPR/Cas9 system for convenient, high-efficiency multiplex genome editing in monocot and dicot plants [J]. Mol Plant, 2015, 8(8): 1274-1284.
- [41] 任俊, 曹跃炫, 黄勇, 等. 基因编辑技术及其水稻中的发展和应用[J]. 中国稻米, 2021, 27(4): 92-100.
- Ren J, Cao Y X, Huang Y, *et al.* Development and application of genome editing technology in rice [J]. China Rice, 2021, 27(4): 92-100.
- [42] Xie Y, Niu B, Long Y, *et al.* Suppression or knockout of SaF/SaM overcomes the Sa-mediated hybrid male sterility in rice [J]. J Integr Plant Biol, 2017, 59(9): 669-679.
- [43] He Q, Deng H F, Sun P Y, *et al.* Hybrid rice [J]. Engineering, 2020, 6(9): 967-973.
- [44] 王晓玲, 朱海涛, 王智权, 等. 水稻杂种优势遗传基础研究进展[J]. 分子植物育种, 2019, 17(6): 1879-1887.
- Wang X L, Zhu H T, Wang Z Q, *et al.* Research progress of genetic basis of heterosis in rice [J]. Mol Plant Breed, 2019, 17(6): 1879-1887.
- [45] 谢勇尧, 汤金涛, 杨博文, 等. 水稻育性调控的分子遗传研究进展[J]. 遗传, 2019, 41(8): 703-715.
- Xie Y Y, Tang J T, Yang B W, *et al.* Current advance on molecular genetic regulation of rice fertility [J]. Hereditas, 2019, 41(8): 703-715.
- [46] 马生健, 刘耀光, 刘金祥. 水稻的杂种不育研究进展[J]. 植物遗传资源学报, 2014, 15(5): 1080-1088.
- Ma S J, Liu Y G, Liu J X. Research progress of hybrid sterility of rice [J]. J Plant Genet Resour, 2014, 15(5): 1080-1088.

□

(编辑: 杨晓翠)